

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

JAQUELINE DITTRICH

ESCALAS DE VARIAÇÃO DE MÚLTIPLAS COMUNIDADES AQUÁTICAS DO
ALTO RIO PARANÁ

CURITIBA

2014

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

JAQUELINE DITTRICH

ESCALAS DE VARIAÇÃO DE MÚLTIPLAS COMUNIDADES AQUÁTICAS DO
ALTO RIO PARANÁ

Trabalho apresentado como requisito à
obtenção do grau de Bacharel em Ciências
Biológicas, Setor de Ciências Biológicas da
Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. André Andrian Padial

CURITIBA

2014

*A meus pais, João Ricardo e Rosangela,
cujo amor, esforço e determinação
para incentivar meus estudos e conquistas
estão em cada entrelinha deste trabalho.*

AGRADECIMENTOS

As primeiras pessoas que eu gostaria de agradecer, e a quem dedico esse trabalho, são meus pais, Rosangela e João Ricardo. Foram vocês que acreditaram nos meus sonhos, que clarearam minhas incertezas e dúvidas, que cultivaram diariamente esse amor pela vida que me fez escolher a Biologia. Vocês são meus espelhos, meu suporte e apoio para a caminhada da vida. Amo muito vocês, muito obrigada.

Agradeço a toda a minha família, Dittrich e Locatelli, sem as quais não existiriam os momentos gostosos e as conversas construtivas que compartilhamos. Em especial, aos meus avós Flávio (*in memoriam*) e Justina Locatelli, que sempre estiveram presentes em todas as minhas conquistas e cuja participação constante alegria minha vida. Vocês foram (e são) essenciais na minha formação como ser humano. Admiro-os muito pela força e pelo amor à natureza, vocês também são meus espelhos, muito obrigada.

A UFPR, pelo ensino gratuito e de qualidade, que forneceu os pilares da minha formação como Bióloga.

Ao meu orientador, Prof. André, pelo acolhimento no laboratório e pelas horas de dedicação. Agradeço e admiro sua orientação, poucos são os orientadores que dão aos seus alunos uma parte sequer da atenção que você despense aos seus.

Aos meus amigos de faculdade, à “Biozona”, e aos de fora da faculdade. Conviver com vocês fez com que cada um se tornasse uma pecinha essencial no meu dia-a-dia, tornando cada vitória conquistada juntos inesquecível. Em especial a Maiara Vicentini, pelo apoio constante e amizade incondicional neste ano.

Por fim, mas não menos importante, aos meus colegas de laboratório, também pelo acolhimento, pela amizade e pelas discussões de artigo sempre muito proveitosas.

RESUMO

Os taxa que compõem uma comunidade biológica variam espacialmente em resposta à interação entre processos locais e regionais. Uma maneira de investigar a principal escala de variação da diversidade biológica é particionar a diversidade total (gama) em componentes de diversidade local (alfa) e de variação da diversidade entre locais (beta). A indicação da principal escala espacial de variação da diversidade é essencial para ações de manejo e conservação, pois os esforços podem ser direcionados à escala mais relevante. Porém, diferentes grupos biológicos podem variar de maneiras distintas nas diferentes escalas espaciais. Nesse estudo, foram utilizados dados de ocorrência de macrófitas aquáticas e de abundância de peixes, provenientes de amostragens trimestrais realizadas ao longo de 13 anos, em ambientes localizados em três sub-bacias da planície de inundação do Alto Rio Paraná. O objetivo geral deste estudo foi avaliar qual o principal componente da diversidade gama para os grupos biológicos estudados: a diversidade local das lagoas (alfa), a variação da diversidade entre lagoas de uma mesma sub-bacia (beta 1), ou a variação da diversidade entre sub-bacias (beta 2). Para isso, foi utilizada a abordagem de partição aditiva da diversidade, realizada para cada período de amostragem e para cada grupo biológico separadamente. A diversidade beta 2 foi o componente mais importante para a diversidade gama de ambos os taxa. Porém, foi verificada a importância da variação em escala local (beta 1), pois há maior variação local do que seria esperado pelo modelo nulo na maioria dos períodos de amostragem para ambos os taxa. Apesar da importância média da alfa ser maior do que a do componente beta 1, os valores observados sempre foram menores do que seriam esperados pelo modelo nulo, indicando que há uma dominância de espécies nas lagoas, limitando a co-ocorrência. Para ambos os taxa, houve pouca variação dentro da escala temporal analisada em relação aos componentes da diversidade gama, sendo que os componentes da diversidade não puderam ser explicados pelo nível hidrológico e pela heterogeneidade ambiental da planície. Tais resultados tem uma grande implicação prática: a importância relativa dos processos ecológicos que atuam em diferentes escalas espaciais nessas comunidades é pouco variável, independentemente da

variação temporal na estrutura das comunidades e nas condições ambientais. Dessa forma, esforços de manejo e conservação de comunidades em planícies de inundação, delineados para conservar a biodiversidade e maximizar a heterogeneidade ambiental em uma determinada escala de interesse, devem ser eficazes ao longo do tempo.

Palavras-Chave: partição de diversidade; planícies de inundação; diversidade beta; heterogeneidade ambiental; variação temporal.

ABSTRACT

Local and regional processes affect the species composition of biological communities that vary over space and time. Regional diversity (gamma) can be partitioned into local diversity (alpha), the diversity in each sampling point, and turnover diversity (beta), which represents the dissimilarity in species richness between sampling points. Identifying the main scale of variation of biodiversity is central for management and conservation, given that efforts can focus on the most relevant spatial scale. However, distinct biological groups may respond to distinct spatial scales. In this study, we used the occurrence of aquatic macrophytes and the abundance of fish, taken from continuous surveys over 13 years in lakes associated to three different subsystems of the Upper Paraná River floodplain. The goal was to determine the main component of gamma diversity for both biological groups: i) mean local diversity of each lake (alpha), turnover between lakes associated to the same river subsystem (beta 1), or turnover between lakes associated to different river subsystems (beta 2). We used the additive partitioning of diversity in each sampling period, so that we could evaluate the temporal variation of gamma diversity components. Considering both absolute values of components and in comparison to a null model - in which the occurrences are randomized between sampling sites -, beta 2 was the main gamma diversity component for both macrophytes and fish. The fact that we observed more beta 1 than expected in most sampling periods for both groups reinforces the relevance of variations in local scale. On the other hand, alpha diversity was always less important than expected by the null model, despite the fact that the mean value of alpha diversity was larger than beta 1. Such result indicates that some species dominate the lakes, limiting species co-existence. The relative contribution of alpha, beta 1 and beta 2 components did not vary over time for both biological groups. Therefore, diversity components were not related to floodplain hydrometric levels and environmental heterogeneity. The temporal invariance of gamma diversity components occurs in spite of the well-known dynamism and temporal variation of communities' structure and environmental conditions in floodplains. These results have great practical importance: the relative contribution of ecological

processes acting at different spatial scales does not vary, so it does not depend on temporal variation in community structure and environmental features. Therefore, management and conservation efforts of communities in floodplains, designed to preserve biodiversity and maximize environmental heterogeneity in a specific scale of interest, should be effective over time.

Keywords: additive partitioning; floodplains; beta diversity; environmental heterogeneity; temporal variation.

SUMÁRIO

1 APRESENTAÇÃO.....	8
2 INTRODUÇÃO.....	9
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	12
3. 1 ÁREA DE ESTUDO.....	12
3. 2 COLETA DOS DADOS.....	14
3. 2. 1 Macrófitas aquáticas.....	14
3. 2. 2 Peixes.....	14
3. 2. 3 Variáveis limnológicas.....	15
3. 3 ANÁLISE DOS DADOS.....	16
4 RESULTADOS.....	17
5 DISCUSSÃO.....	22
6 AGRADECIMENTOS.....	26
7 REFERÊNCIAS.....	26
8 APÊNDICE.....	31

1 APRESENTAÇÃO

Esse trabalho de conclusão de curso foi redigido segundo as normas da revista científica “Freshwater Biology”, para submissão à publicação.

2 INTRODUÇÃO

A identificação dos determinantes da diversidade de espécies na natureza é um aspecto central no entendimento da organização das comunidades biológicas (Gaston, 2000; Tilman, 2000). Nesse sentido, uma peculiaridade das comunidades ecológicas merece especial interesse: o fato de que estas têm uma conspícua organização hierárquica, sendo determinadas por processos que ocorrem em várias escalas (Belmaker *et al.* 2008). Assim, o conjunto de espécies que compõe uma comunidade local varia espacial e temporalmente, e a interação entre os processos locais e regionais determina a estrutura das comunidades ecológicas (Ricklefs 2004).

Um indicativo dos processos ecológicos que determinam a composição de metacomunidades pode ser obtido com o estudo da variação das comunidades em múltiplas escalas espaciais e temporais. Assim, a diversidade total de um conjunto de comunidades que interagem entre si pode ser decomposta em componentes de diversidade local (e.g. diversidade de um ponto de amostragem) e de variação na diversidade entre locais (Whittaker 1960). Matematicamente, foi demonstrado por Allan (1975) e Lande (1996) que a diversidade total (gama) corresponde à soma da diversidade média das unidades amostrais (alfa) e da diversidade entre unidades amostrais (beta em pequena escala) ou entre conjuntos de unidades amostrais (beta em maior escala). Este método permite calcular as contribuições relativas de cada componente para a diversidade total (Veech *et al.* 2002; Crist *et al.* 2003).

A compreensão da principal escala espacial de variação da diversidade de organismos tem grande importância no desenvolvimento de estratégias de manejo e de manutenção da integridade dos ecossistemas (Gering *et al.* 2003). Sabendo-se a contribuição relativa de cada componente hierárquico para a composição da diversidade gama, é possível a escolha de áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade e o manejo de unidades de conservação com a minimização do esforço de amostragem de características ambientais (Gering *et al.* 2003; Ligeiro *et al.* 2010; Simões *et al.* 2013). Isso é especialmente relevante em países megadiversos, como o Brasil, onde a

biodiversidade persiste sob sérias ameaças (Brando *et al.* 2013). Por exemplo, 25% das espécies de algas e 21% das espécies de peixes que ocorrem no mundo estão presentes em território brasileiro (Agostinho *et al.* 2005).

Como os ecossistemas aquáticos são compostos por vários tipos de habitats, a biodiversidade, assim como sua alteração e redução ao longo do tempo, deve ser estudada levando em consideração as diversas escalas e a variação entre locais de amostragem (Giller *et al.* 2004). Tipicamente, as unidades amostrais em planícies de inundação são lagoas, que representam a menor escala na qual a biodiversidade é estudada (Agostinho *et al.* 2013). A biodiversidade também pode variar entre lagoas próximas em decorrência de fatores locais, e entre sub-bacias em decorrência de fatores regionais (Padial *et al.* 2012a). Adicionalmente, o regime hidrológico deve mudar a importância da variação local e regional da biodiversidade.

As planícies de inundação são ecossistemas dominados por distúrbios e caracterizados por grande heterogeneidade de habitat, alta variação temporal e por alta diversidade de organismos adaptados a esta heterogeneidade espaço-temporal. Por esse motivo, elas podem ser consideradas sistemas-modelo para a compreensão das relações entre diversidade local e regional (Cottenie & De Meester 2005). Além disso, as planícies de inundação estão entre os ecossistemas mais produtivos e diversos do planeta, porém encontram-se também entre os mais ameaçados, pois pequenas alterações nesta complexa dinâmica podem alterar drasticamente a composição de espécies e, por consequência, a biodiversidade (Tockner & Stanford 2002). Alterações nos componentes bióticos e abióticos mudam constantemente ao longo do tempo nesses ambientes, favorecendo estudos que foquem na compreensão de como o tempo, o espaço e as características ambientais afetam a biodiversidade (Simões *et al.* 2013).

Nesses ecossistemas, a importância das escalas espaciais de variação da diversidade também pode variar (Simões *et al.* 2013). Mesmo que a diversidade gama seja mantida, pode haver um *trade-off* entre a importância relativa da diversidade alfa (local) e da diversidade beta (dissimilaridade entre locais) ao longo do tempo (Bonecker *et al.* 2013). A composição e a

abundância de espécies nas planícies de inundação são primariamente afetadas pelo regime hidrológico e pelas características limnológicas dos habitats (Agostinho *et al.* 2000). A dinâmica fluvial é essencial na manutenção da diversidade de planícies de inundação, uma vez que formam um mosaico de ambientes com diferentes características ambientais e que podem ser classificados de forma hierárquica (Ward *et al.* 1999). Devido à variedade de habitats e à conectividade entre eles, a variação temporal no nível hidrológico dos rios tem influência na composição de espécies da planície. A similaridade entre habitats tende a aumentar durante períodos de cheia, diminuindo consequentemente a diversidade beta, causando a homogeneização da biota (Thomaz *et al.* 2007). Apesar disso, pouco se sabe como as variações temporais atuam na importância relativa dos diferentes componentes da biodiversidade nesses ambientes.

Portanto, os objetivos deste estudo foram: i) verificar a importância relativa dos componentes da diversidade para a composição da diversidade gama de peixes e macrófitas aquáticas em uma planície de inundação Neotropical; ii) investigar as mudanças ao longo do tempo na contribuição relativa de cada componente da diversidade de ambas as comunidades aquáticas e iii) compreender o efeito do regime hidrológico e da heterogeneidade ambiental da planície sobre as contribuições relativas de cada componente da diversidade gama. Esperamos que a contribuição de cada componente de variação da diversidade gama, definida como a diversidade do conjunto de locais amostrados na planície de inundação, varie ao longo dos períodos amostrados. Devido ao efeito homogeneizador das cheias sobre a biota, esperamos que haja menor variação espacial entre unidades amostrais e entre sub-bacias quanto maior o nível hidrológico, o que diminuiria a importância dos componentes de variação (diversidade beta) em relação ao componente de diversidade local (alfa). Essa expectativa se deve ao fato de que a heterogeneidade entre habitats tende a ser maior em períodos de baixo nível de água (Thomaz *et al.* 2007).

Nesse sentido, esperamos que a importância do componente que representa a variação entre sub-bacias seja maior quanto maior a heterogeneidade ambiental das sub-bacias. Por outro lado, a importância

relativa da diversidade alfa e da variação entre lagoas de uma mesma sub-bacia devem ser negativamente relacionados com a heterogeneidade ambiental das sub-bacias, pois as lagoas de uma mesma sub-bacia tendem a refletir as características de seu principal tributário. Além disso, visto que trabalhos prévios sugerem que diferentes grupos biológicos percebem o ambiente de forma única (Padial *et al.* 2012b), esperamos que a importância relativa dos componentes da diversidade gama difira entre grupos biológicos distintos, como macrófitas aquáticas e peixes.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDO

A planície de inundação do Alto Rio Paraná, localizada entre a barragem de Porto Primavera e o reservatório de Itaipu (Figura 1), é o último trecho desse rio livre de barragens em território brasileiro (Agostinho *et al.* 2004). Essa é uma importante área para a conservação de vários peixes migradores e contém uma elevada diversidade biológica; 4545 taxa, segundo levantamentos de fauna e flora, foram registrados na planície. Além disso, dentre as espécies de peixes do bioma Floresta Atlântica, 50% delas foram registradas nessa região (Agostinho *et al.* 2005). A planície de inundação do Alto Rio Paraná é um importante remanescente de várzea e encontra-se dentro de três unidades de conservação (Área de Proteção Ambiental das Ilhas e Várzeas do Rio Paraná, Parque Nacional de Ilha Grande e Parque Estadual do Ivinhema). As diversas pressões antropogênicas às quais esta região da planície está sujeita possuem grande potencial de degradação e influenciam a biodiversidade em diferentes escalas temporais e espaciais (Agostinho *et al.* 2013).

Esta planície tem um regime hidrológico marcado por períodos de seca (aproximadamente de junho a setembro) e cheia (aproximadamente de outubro a fevereiro) (Figura 1). Entretanto, devido ao controle hidrológico de reservatórios de usinas hidroelétricas localizados a montante, a frequência, amplitude e duração de períodos de seca e cheia foram substancialmente alteradas (Agostinho *et al.* 2004, Figura 1). Apesar disso, grandes períodos

de cheia e seca foram registrados de 2000 a 2013 (Figura 1); em épocas de cheia, a lâmina de água do Rio Paraná se estende de 2 para 20 km devido à conexão dos tributários ao rio principal (Agostinho *et al.* 2013).

Na planície, é possível dividir os ambientes que a compõem em três sub-bacias distintas geológica, hidrológica e limnologicamente (Roberto *et al.* 2009; Souza-Filho 2009; Simões *et al.* 2013): a do Rio Paraná em si; a do Rio Baía, que corre paralelo ao Rio Paraná e cuja hidrodinâmica é por ele influenciada e a sub-bacia do Rio Ivinhema, cuja hidrodinâmica não é influenciada pelo Rio Paraná e seus represamentos (Agostinho *et al.* 2013).

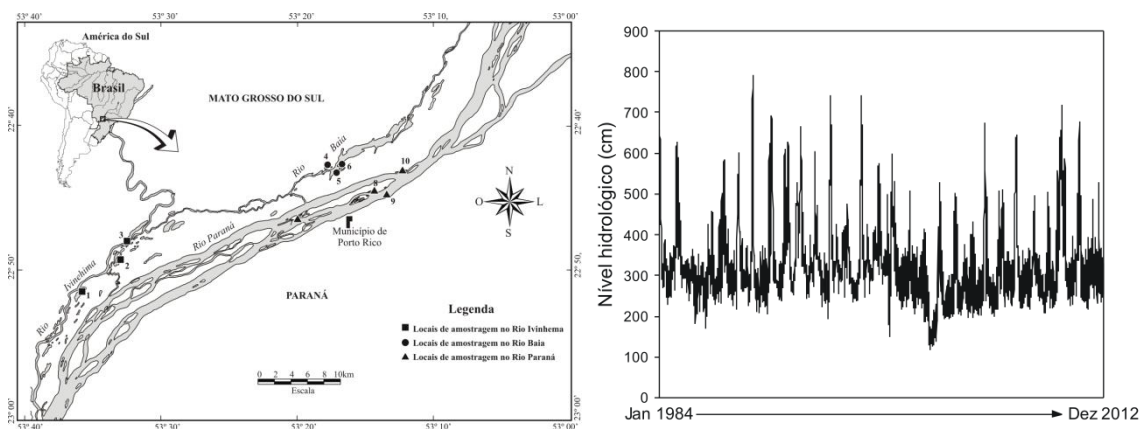


Figura 1. Esquerda: mapa da planície de inundação do Alto Rio Paraná mostrando os locais de amostragem ao longo dos três principais rios que formam as sub-bacias da planície (Baía, Ivinhema e Paraná). 1 = Lagoa Ventura, 2 = Lagoa dos Patos, 3 = Rio Ivinhema, 4 = Lagoa Guaraná, 5 = Rio Baía, 6 = Lagoa Fechada, 7 = Lagoa Osmar, 8 = Lagoa Pau Véio, 9 = Rio Paraná, 10 = Lagoa das Garças. As lagoas 1, 6 e 7 são isoladas, e as outras estão conectadas a cada rio. Direita: variação do nível hidrológico da planície de inundação do Alto Rio Paraná de 1984 até 2012. Fonte: Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (NUPELIA), da Universidade Estadual de Maringá.

3.2 COLETA DOS DADOS

O esforço amostral deste trabalho foi realizado durante o projeto PELD-CNPq (Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração, sítio 06) do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura da Universidade Estadual de Maringá, no município de Porto Rico-PR. As amostras, realizadas de 2000 a 2013, foram feitas em lagoas e canais de rios de três sub-bacias: as sub-bacias dos rios Ivinhema, Baía e Paraná.

3.2.1 MACRÓFITAS AQUÁTICAS

Em cada ponto de amostragem, as espécies de macrófitas aquáticas foram registradas ao longo de toda a margem. Plantas submersas foram amostradas por 10 minutos através de um garfo de amostragem. Dados de ocorrência para esse grupo foram coletados trimestralmente de 2002 a 2013 em seis lagoas das três sub-bacias descritas acima: Lagoa das Garças e Lagoa Osmar (sub-bacia Paraná); Lagoa dos Patos e Lagoa Ventura (sub-bacia Ivinhema); Lagoa Fechada e Lagoa Guaraná (sub-bacia Baía). A identificação taxonômica seguiu a literatura especializada (Cook 1990, Velasquez 1994, Pott & Pott 2000, Lorenzi 2000).

3.2.2 PEIXES

A comunidade de peixes foi amostrada através de pesca experimental usando redes de espera com 11 aberturas de malha (2,4; 3; 4; 5; 6; 7; 8; 10; 12; 14 e 16 cm de malha) armadas por 24 h com amostragem às 08h, 16h e 22h. Os espécimes foram contados e taxonomicamente identificados no campo. Quando a identificação não foi possível, o material foi etiquetado e preservado em formaldeído 4% para posterior identificação. Os dados de abundância utilizados nas análises foram coletados trimestralmente de 2000 a 2012, em seis lagoas das três sub-bacias descritas acima: Lagoa das Garças e Lagoa do Pau Véio (sub-bacia Paraná); Lagoa dos Patos e Lagoa Ventura (sub-bacia Ivinhema); Lagoa Fechada e Lagoa Guaraná (sub-bacia Baía); as

amostragens foram feitas também nos canais dos rios Paraná, Ivinhema e Baía.

3.2.3 VARIÁVEIS LIMNOLÓGICAS

As seguintes variáveis limnológicas foram obtidas em cada ponto de amostragem acima descrito, trimestralmente, de 2000 a 2013: temperatura da água (°C), usando um termômetro de cabo acoplado ao oxímetro; oxigênio dissolvido (mg/L), usando um oxímetro digital portátil YSI; transparência da água (m), usando um disco de Secchi de 0,30 m de diâmetro; pH e condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$), através de potenciômetros digitais; turbidez (NTU), medida através um turbidímetro digital portátil LaMotte-2008©; concentração de nitrogênio total ($\mu\text{g}/\text{L}$) segundo Zagatto *et al.* (1982); concentração de fósforo total ($\mu\text{g}/\text{L}$), segundo Mackereth *et al.* (1978); clorofila-a ($\mu\text{g}/\text{L}$), usando uma alíquota de água filtrada em filtros Whatman GF/C (Golterman *et al.* 1978); material em suspensão inorgânico (mg/L), usando uma outra alíquota de água filtrada em filtros previamente incinerados em forno mufla a 550°C por 4 h; e matéria orgânica dissolvida (mg/L), estimada com água filtrada em um analisador de carbono Shimadzu© TOC 5000.

Além dessas variáveis, o nível hidrológico da planície de inundação do Alto Rio Paraná foi estimado para cada período de amostragem, com base no cálculo da média aritmética simples dos níveis diários registrados na régua fluviométrica localizada na Base Avançada de Pesquisa do Nupélia, no município de Porto Rico-PR (veja http://www.peld.uem.br/peld-nivel_fluviometrico.htm).

3.3 ANÁLISE DOS DADOS

Para avaliar a importância da variação da diversidade em diferentes escalas, foi utilizada a abordagem de partição aditiva da diversidade (Veech *et al.* 2002; Crist *et al.* 2003). Nessa análise, a diversidade total de espécies registrada nesse estudo (diversidade gama, em termos de riqueza de espécies) foi particionada em um componente local (diversidade alfa) e em dois componentes de variação espacial (diversidades beta 1 e beta 2). O componente alfa indica a diversidade local média de cada unidade amostral. O componente beta 1 indica a variação da diversidade entre as unidades amostrais de uma mesma sub-bacia. Esse componente se refere a uma variação em pequena escala, ou seja, entre lagoas amostradas. O componente beta 2 indica a variação da diversidade entre unidades amostrais de diferentes sub-bacias, portanto, esse componente indica a variação em uma maior escala espacial.

A significância de cada componente foi testada através de 999 permutações, comparando-a com a expectativa nula de que os componentes observados não diferem do esperado pelo acaso, no qual as ocorrências das espécies são permutadas entre todas as unidades amostrais do estudo (Crist *et al.* 2003). Quando a probabilidade de erro do tipo I foi menor que 5% ($P < 0,05$), interpretamos que o valor de diversidade observada foi maior do que seria o esperado pelo modelo nulo, pois em menos de 5% das permutações, nesse caso, houve valores maiores do que o esperado. Por outro lado, se a probabilidade de erro do tipo I foi maior que 95% ($P < 0,05$), interpretamos que o valor de diversidade observada foi menor do que seria o esperado, pois em mais de 95% das permutações houve valores maiores do que o esperado. A partição da diversidade foi realizada em cada um dos períodos de amostragem para cada grupo separadamente. Após isso, realizou-se uma análise de Kruskal-Wallis para determinar qual é a principal escala de variação para cada grupo biológico. Por fim, observamos como os componentes da diversidade gama estão distribuídos ao longo dos períodos de amostragem, para avaliar se as importâncias relativas das escalas de variação da diversidade gama mudam ao longo do tempo.

A importância dos componentes alfa, beta 1 e beta 2 foram relacionadas (correlações de Pearson) com a heterogeneidade ambiental das sub-bacias e com o nível hidrológico da planície de inundação do Alto Rio Paraná. A heterogeneidade ambiental das sub-bacias foi estimada pela dispersão dos pontos de amostragem, em cada período de amostragem, em um espaço multivariado de uma Análise de Coordenadas Principais, utilizando uma matriz de distância euclidiana das onze variáveis limnológicas descritas acima. Essa abordagem, conhecida como ‘betadisper’ foi proposta por Anderson (2006) como uma estimativa de diversidade beta. Primeiramente, utilizamos essa abordagem para estimar os centroides das lagoas de uma mesma sub-bacia em um determinado período. A distância euclidiana média entre os centroides das três sub-bacias foi então calculada para cada período de amostragem. Nesse caso, quanto maior a distância entre os centroides das sub-bacias, mais heterogêneas elas são (veja esquema em Apêndice 1).

Dessa forma, avaliamos se a probabilidade da diversidade beta 2 ser maior do que o esperado pelo modelo nulo tem relação positiva com altos valores de heterogeneidade ambiental; e se a significância de alfa e beta 1 em relação ao modelo nulo também pode ser explicada pela heterogeneidade ambiental. Para isso: 1) correlacionamos o valor de P associado a cada componente com a heterogeneidade ambiental e o nível hidrológico da planície, através do índice de correlação de Pearson; e 2) utilizamos o modelo *logit* para testar as probabilidades de resultados significativos depende da heterogeneidade ambiental e do nível hidrológico. As análises foram realizadas em ambiente R (R Core Team 2013) com o pacote “vegan” (Oksanen *et al.* 2013) e no software STATISTICA 7.1 (StatSoft 2005).

4 RESULTADOS

A diversidade gama de macrófitas aquáticas foi de 137 espécies, e a de peixes foi de 164 espécies, na planície de inundação do Alto Rio Paraná, durante o período analisado. A diversidade beta 2 foi, em média, o componente mais importante em termos absolutos para ambos os grupos, seguida pela diversidade alfa e pela diversidade beta 1 (Figura 2). Quando comparado com

o modelo nulo, houve mais variação entre sub-bacias do que seria esperado para a maioria dos períodos de amostragem (Figura 3), ressaltando a importância do componente beta 2. Apesar de ter sido o menor componente em termos absolutos, é possível observar que houve mais variação entre lagoas de uma mesma sub-bacia do que seria esperado pelo modelo nulo na grande maioria dos períodos de amostragem e para ambos os grupos biológicos (Figura 3), ressaltando a importância da diversidade beta 1. Por outro lado, em todos os períodos amostrais houve menor riqueza de espécies por lagoas (alfa) do que seria esperado para o modelo nulo ($P > 0,999$). Isso indica que há menor co-ocorrência de espécies nas lagoas do que seria esperado, ressaltando que a variação entre lagoas e sub-bacias são importantes componentes da diversidade regional de macrófitas aquáticas e de peixes na planície de inundação do Alto Rio Paraná.

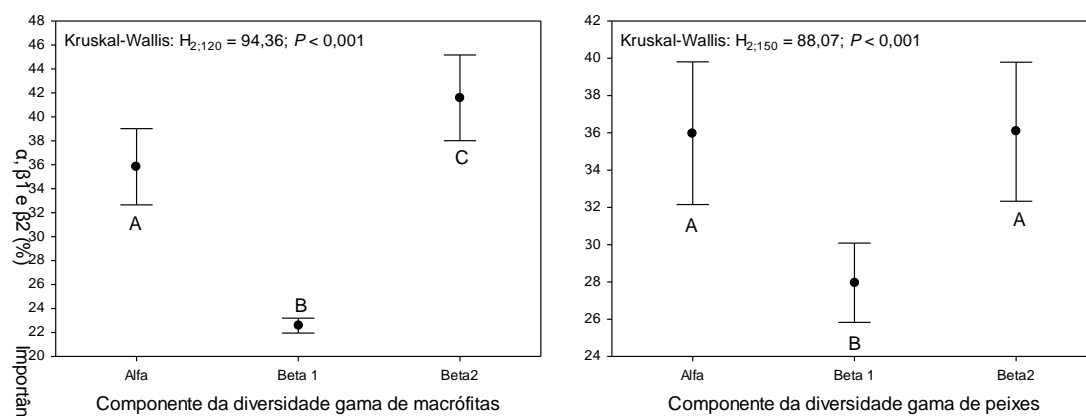


Figura 2. Porcentagem da diversidade gama média de cada componente de diversidade de macrófitas aquáticas e peixes: alfa (riqueza de espécies local), beta 1 (variação entre locais de uma mesma sub-bacia), beta 2 (variação entre sub-bacias). Os resultados de uma análise de Kruskal-Wallis estão mostrados no gráfico. Letras diferentes indicam médias diferentes.

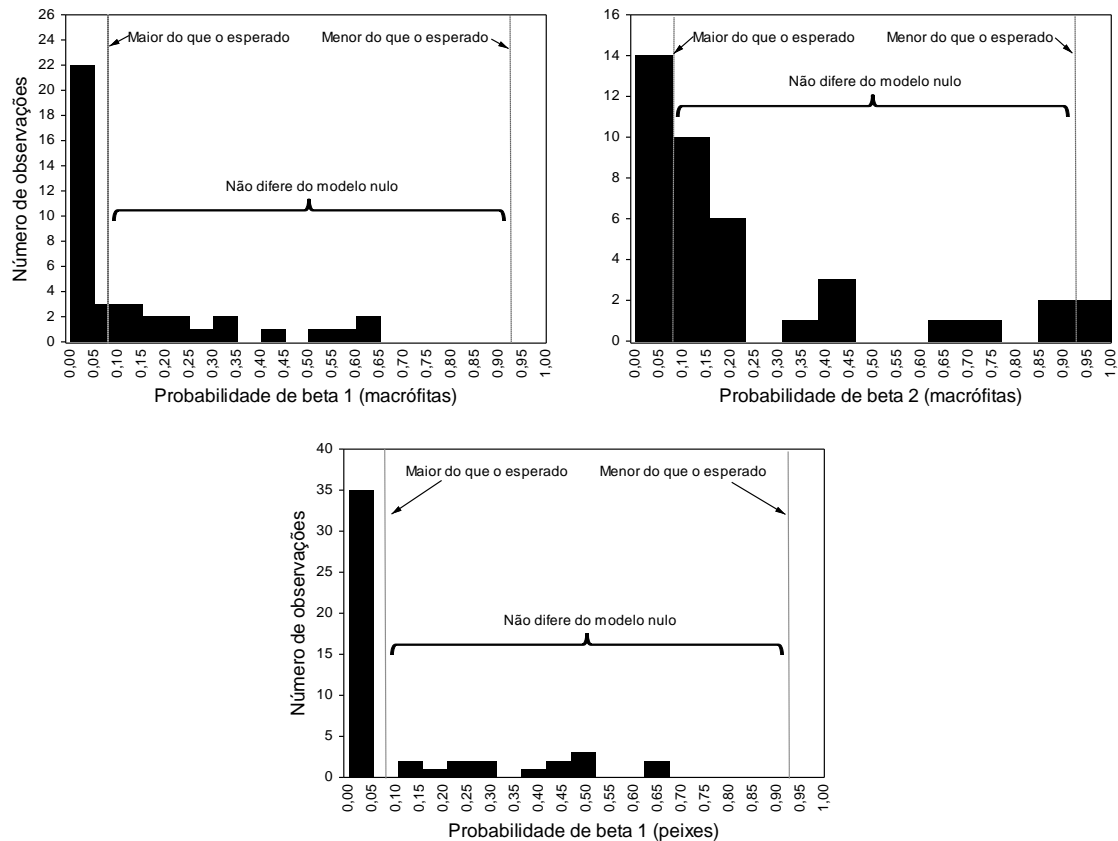


Figura 3. Distribuição das probabilidades de beta 1 e beta 2 serem maiores ou menores do que o esperado pelo modelo nulo para todas as observações (ou seja, períodos de amostragem) na partição da diversidade de macrófitas aquáticas e peixes. Para ambos os grupos, a diversidade alfa foi sempre menor do que seria o esperado pelo modelo nulo ($P > 0,999$). Para peixes, a diversidade beta 2 foi sempre maior do que seria o esperado pelo modelo nulo ($P < 0,001$).

Adicionalmente, nossos resultados mostram que há pouca variação temporal na importância dos componentes (Figura 4). Apesar de pequena, a variação temporal dos componentes da diversidade deve-se principalmente a um *trade-off* entre alfa e beta 2 para ambos os grupos biológicos, pois os picos de alfa e beta 2 coincidem (Figura 4).

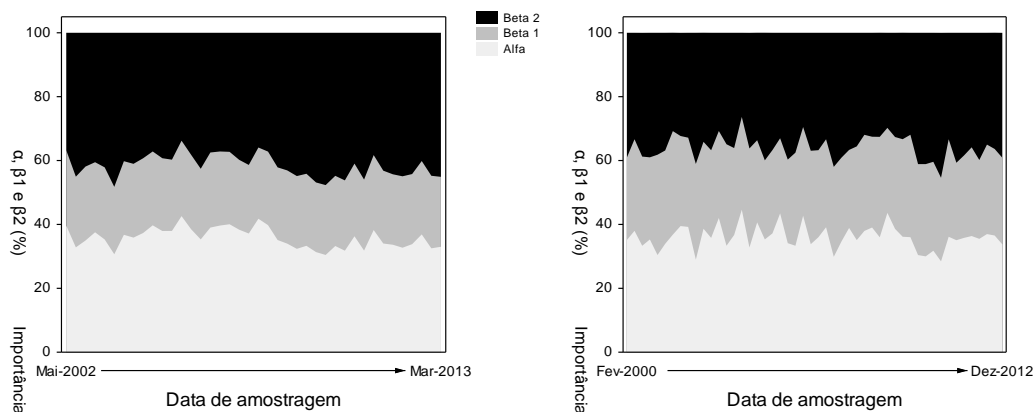


Figura 4. Variação temporal na importância dos componentes de diversidade alfa, beta 1 e beta 2 (em porcentagem, veja métodos) na partição da diversidade gama para macrófitas aquáticas e peixes.

A importância relativa dos componentes alfa, beta 1 e beta 2 não teve relação com a heterogeneidade ambiental das sub-bacias, nem com o nível hidrológico para ambos os grupos biológicos (Figuras 5 e 7). Somente é possível observar que valores da diversidade beta 2 de macrófitas aquáticas maiores do que o esperado para o modelo nulo foram mais observados nos períodos com maior heterogeneidade ambiental da planície (Figura 6). A significância em relação ao modelo nulo da diversidade beta 1 não teve relação significativa com a heterogeneidade ambiental. A diversidade alfa sempre teve valores de P igual ou maiores que 0,999, como descrito acima, impedindo qualquer teste para explicar a variação desses valores.

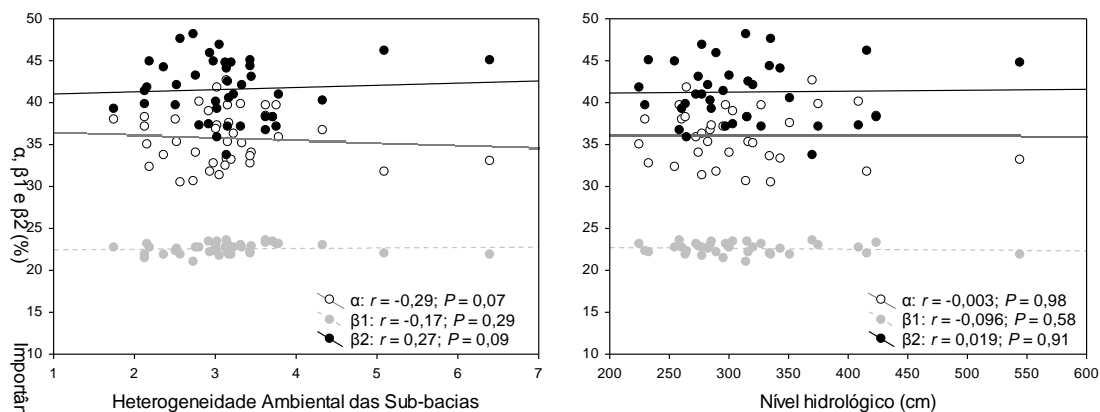


Figura 5. Relação entre a importância relativa dos componentes da diversidade gama de macrófitas aquáticas (alfa – α , beta 1 – $\beta 1$ e beta 2 – $\beta 2$) com a heterogeneidade ambiental das sub-bacias e com o nível hidrológico da planície de inundação do Alto Rio Paraná. Valores de correlação de Pearson e sua significância estão mostrados nos gráficos.

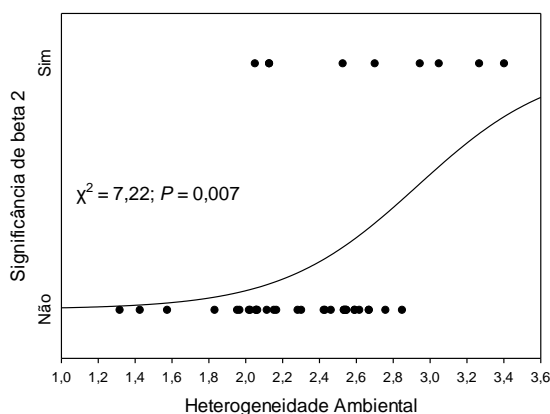


Figura 6. Regressão *logit* mostrando que valores maiores de beta 2 de macrófitas aquáticas do que o esperado pelo modelo nulo são observados em maiores valores de heterogeneidade ambiental da planície de inundação do Alto Rio Paraná.

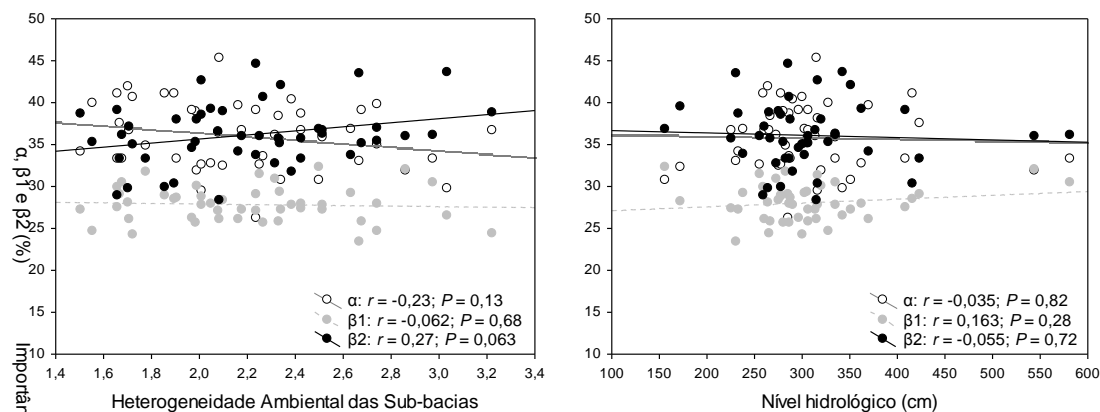


Figura 7. Relação entre a importância relativa dos componentes da diversidade gama de peixes (alfa – α , beta 1 – $\beta 1$ e beta 2 – $\beta 2$) com a heterogeneidade ambiental das sub-bacias e com o nível hidrológico da planície de inundação do alto Rio Paraná. Valores de correlação de Pearson e sua significância estão mostrados nos gráficos.

5 DISCUSSÃO

Nossos resultados sugerem um padrão geral das comunidades aquáticas: apesar de estudos mostrarem uma alta variação temporal em planícies de inundação (Agostinho *et al.* 2001; Thomaz *et al.* 2007; Thomaz *et al.* 2009, e referências citadas nesses trabalhos), não há variação temporal na contribuição relativa das diferentes escalas de variação da biodiversidade de peixes e macrófitas aquáticas. Como esperado a partir de resultados anteriores, nossos resultados indicam que a dissimilaridade na composição de espécies entre sub-bacias (beta 2) é um dos principais componentes da diversidade gama de macrófitas aquáticas e peixes (e.g. Fernandes *et al.* 2009; Padial *et al.* 2012b). Nesse caso, o papel das lagoas conectadas aos rios Paraná, Ivinhema e Baía e a diferença nas características limnológicas e geomorfológicas dessas sub-bacias (Roberto *et al.* 2009) parecem ter influenciado a composição de espécies, sendo que cada sub-bacia contribui de forma diferente para a biodiversidade da planície. De fato, foi detectado que o grau de conectividade entre lagoas e rios e, conseqüentemente, as diferenças regionais, aumentam a diversidade gama e determinam a composição de espécies de macrófitas aquáticas no Alto Rio Paraná (Thomaz *et al.* 2009).

Apesar de ser o menor componente da diversidade gama em termos absolutos, a diversidade beta 1 foi maior do que o esperado pelo modelo nulo na maioria dos períodos de amostragem para ambos os grupos biológicos. Essa diversidade se refere somente à variação entre lagoas vizinhas, as quais são similares em relação às condições ambientais, e provavelmente não há limitação na dispersão (Padial *et al.* 2014). Isso mostra que as características de cada lagoa de uma mesma sub-bacia são importantes para descrever a variabilidade na diversidade regional desses grupos (Stendera & Johnson 2005). Esse fato ainda ressalta que a separação individual das lagoas estrutura a riqueza e a composição de espécies nessa região da planície (Gering *et al.* 2003). Provavelmente, interações biológicas e outros processos ecológicos devem diferenciar lagoas vizinhas mais do que seria o esperado, como efeitos prioritários (De Meester *et al.* 2002) e processos estocásticos (Chase 2010).

A diversidade alfa, por sua vez, foi sempre menor do que o esperado pelo modelo nulo para os dois grupos, apesar de ter alta contribuição absoluta, especialmente em peixes. Isso sugere que certas espécies tendem a exercer uma dominância sobre os ambientes onde ocorrem, diminuindo a coexistência de espécies e, conseqüentemente, a riqueza (Ligeiro *et al.* 2010). De acordo com os resultados acerca da diversidade beta 1, a existência de efeitos prioritários de monopolização dos recursos (De Meester *et al.* 2002) podem explicar o fato de que a diversidade alfa é sempre menor do que seria o esperado. Ou seja, há uma agregação intraespecífica que tende a diminuir a diversidade em escalas menores, levando a diversidade beta a ser maior do que o esperado pelo modelo nulo, pois a soma de ambos os componentes compõe a diversidade gama em um valor fixo (Belmaker *et al.* 2008).

Ao longo dos períodos amostrados, a diversidade gama foi composta por proporções similares dos componentes alfa, beta 1 e beta 2 de macrófitas e peixes. Esse resultado contraria nossa expectativa inicial de que a elevada dinâmica espaço-temporal da planície promoveria variação nas contribuições relativas dos componentes, e eventos de cheia e seca modificariam a importância dos processos ecológicos estruturantes das comunidades. Simões *et al.* (2013) também verificaram que a contribuição relativa dos componentes alfa e beta da diversidade zooplanctônica foi proporcionalmente similar em um

ano atipicamente seco (2000) e em um ano com pulsos de inundação normais (2010) no Alto Rio Paraná. Tais resultados sugerem que há uma grande capacidade dos sistemas que compõe a planície de inundação do Alto Rio Paraná em manter padrões não aleatórios de distribuição espacial das espécies presentes, para múltiplos grupos biológicos.

Apesar dos claros efeitos dos pulsos de inundação tanto nas condições ambientais quanto na estrutura das comunidades (Thomaz *et al.* 2007), a importância das escalas espaciais de variação da diversidade muda pouco ao longo do tempo. Isso é um indício de que as forças ecológicas que atuam sobre comunidades dependem da escala espacial, mas são pouco dependentes da variabilidade temporal. Por exemplo, podemos antecipar que o papel relativo do determinismo ambiental em relação aos efeitos de estocasticidade na dispersão (veja Beisner *et al.* 2006; Padial *et al.*, 2014) não varia em períodos cujo gradiente ambiental e a capacidade de dispersão são maiores ou menores. De fato, há pouca evidência de processos temporais afetando o papel relativo desses preditores em múltiplas comunidades aquáticas da planície de inundação do Alto Rio Paraná (Padial *et al.* 2014).

Uma explicação possível para a baixa variação temporal dos componentes da diversidade de peixes e macrófitas aquáticas é a memória ecológica, que corresponde à habilidade dos estados passados, ou seja, o conjunto regional de espécies presente naquele local, moldarem o presente ou as respostas futuras da comunidade (Padisák 1992; Hairston *et al.* 1995; Simões *et al.* 2013). Como padrões regionais em ecossistemas são moldados por processos ecológicos, o grau em que determinado processo é influenciado pela história do ecossistema pode ser considerado como a força da memória ecológica (Peterson 2002). Entretanto, o papel de processos históricos nos componentes da diversidade de múltiplos grupos biológicos ainda precisa ser avaliado para nossos dados.

Devido à baixa variação temporal dos componentes da diversidade gama, não foi observada correlação significativa entre a contribuição relativa de tais componentes com o nível hidrológico e com a heterogeneidade ambiental dos períodos de amostragem. Entretanto, há uma fraca tendência da

diversidade beta 2 de peixes aumentar com o aumento da heterogeneidade ambiental da planície, acompanhada de uma diminuição na contribuição da diversidade alfa. De fato, tal correlação seria esperada se a heterogeneidade ambiental da sub-bacia, que reflete as diferenças abióticas de cada rio, afetasse as comunidades (Padial *et al.* 2012b). De acordo com essa correlação, também observamos que valores de beta 2 de macrófitas maiores do que o esperado para o modelo nulo foram observados quando a heterogeneidade ambiental da planície foi alta.

Também é possível observar outro padrão consistente para macrófitas aquáticas e peixes: a pouca variação temporal nos componentes da diversidade se deve principalmente a um *trade-off* entre as diversidades alfa e beta 2 (ver desvios na Figura 2 e os picos coincidentes na Figura 4). Tal padrão ainda precisa ser melhor explorado, mas pode ser resultado da principal fonte de variação temporal de planícies de inundação, ou seja, dos pulsos hidrológicos que homogeneízam sub-bacias - diminuindo a importância de beta 2 em relação à alfa -; e secas que ressaltam as diferenças entre sub-bacias - aumentando a importância de beta 2 em relação à alfa (veja também Thomaz *et al.* 2007; Padial *et al.* 2009; Padial *et al.* 2012). Em relação à beta 1, parece que os processos ecológicos que mantêm a contribuição dessa fonte de diversidade são ainda menos temporalmente variáveis.

Nossos resultados tem grande relevância prática para esforços de manejo e conservação de planícies de inundação. É bem conhecido o efeito de variações temporais em planícies, que afetam tanto a diversidade local quanto a heterogeneidade espacial dos habitats (Junk *et al.* 1989; Thomaz *et al.* 2007). Entretanto, os resultados do presente estudo inovam o conhecimento sobre dinâmicas temporais nesses ambientes, ao indicar que a importância relativa das escalas espaciais nas quais as comunidades ecológicas variam não depende da dinâmica temporal dos ecossistemas (Simões *et al.* 2013). A relevância dos nossos resultados é ressaltada pelo fato de que tais padrões são observados consistentemente para dois grupos biológicos distintos que percebem as variações ambientais de forma única, como macrófitas aquáticas e peixes. Portanto, estratégias de conservação que levem em consideração a diversidade de habitats para manter a variabilidade natural do ecossistema

serão efetivas (Stendera & Johnson 2005), independentemente das variações ambientais presentes nas planícies de inundação.

6 AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura da Universidade Estadual de Maringá e à sua equipe, pela concessão dos dados e pela colaboração neste estudo. Ao CNPq, pelo financiamento do Programa de Estudos Ecológicos de Longa Duração e pelo constante apoio a projetos de pesquisa do professor André Andrian Padial, e à Universidade Federal do Paraná, pela concessão da bolsa de iniciação científica à estudante Jaqueline Dittrich.

7 REFERÊNCIAS

- Allan J. D. (1975) Components of diversity. *Oecologia* 18:359–367.
- Anderson M. J. (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, **62**, 245–253.
- Agostinho A. A., Thomaz S. M., Minte-Vera C. V., Winemiller K. O. (2000) Biodiversity in the high Paraná River floodplain. In: *Biodiversity in Wetlands: assessment, function and conservation*. (Eds. Gopal B., Junk W. J., Davis J. A.), pp. 89-118. Leiden: Backhuys Publishers.
- Agostinho A. A., Gomes L. C., Zalewski M. (2001) The importance of floodplains for the dynamics of the upper river Paraná. *Ecohydrology & Hydrobiology*, Vol. 1, nº 1-2, 209-217.
- Agostinho A. A., Gomes L. C., Veríssimo S., Okada E. K. (2004) Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **14**, 11-19.
- Agostinho A. A., Thomaz S. M., Gomes L. C. (2005) Conservation of the biodiversity of Brazil's inland waters. *Conservation Biology*, **19**, 646-652.
- Agostinho A. A., Gomes L. C., Bonecker C. C., Thomaz S. M. (2013) Padrões de Variação de Longo Prazo na Planície de Inundação do Alto Rio Paraná. In: *PELD – CNPq : dez anos do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração do Brasil: achados, lições e perspectivas* (Eds. Tabarelli M., Duarte da

Rocha C. F., Romanowski H. P., Rocha O., Lacerda L. D.), Recife: Ed. Universitária da UFPE, 446 p.

Beisner B. E., Peres-Neto P. R., Lindström E. S., Barnett A., Longhi M. L. (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, **87**, 2985- 2991.

Belmaker J., Ziv Y., Shashar N., Connolly S. R. (2008) Regional variation in the hierarchical partitioning of diversity in coral-dwelling fishes. *Ecology*, **89**, 2829-2840.

Brando P. M., Coe M. T. DeFries, R., Azevedo A. A. (2013) Ecology, economy and management of an agroindustrial frontier landscape in the southeast Amazon. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **368**: 20120152.

Bonecker C. C., Simões N. R., Minte-Vera C. V., Lansac-Tôha F. A., Velho L. F. M., Agostinho A. A. (2013) Temporal changes in zooplankton species diversity in response to environmental changes in an alluvial valley. *Limnologia*, **43**, 114-121.

Chase J. M. (2010) Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, **328**, 1388–1391.

Cook C.D.K. (1990) *Aquatic Plant Book*. SPB Academic, The Hague, 228 pp.

Cottenie K., De Meester L. (2005) Local interaction and local dispersion in a zooplankton metacommunity. In: *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities* (Eds. Holyoak M., Leibold M. A., Holt R. D.), The University of Chicago Press, pp 189–211.

Crist T. O., Veech J. A., Gering J. C., Summerville K. S. (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. *American Naturalist*, Vol. 162, 734-743.

Cunico A. M., Graça W. J., Veríssimo S., Bini L. M. (2002) Influência do nível hidrológico sobre a assembléia de peixes em lagoa sazonalmente isolada da planície de inundação do alto rio Paraná. *Acta Scientiarum*, Maringá, Vol. 24. Nº 2, p. 383-389.

De Meester L., Gómez A., Okamura B., Schwenk K. (2002) The monopolization hypothesis and the dispersal-gene flow paradox in aquatic organisms. *Acta Oecologica*, **23**, 121–135.

Flach P. Z. S., Ozorio C. P., Melo A. S. (2012) Alpha and beta components of diversity of freshwater nematodes at different spatial scales in subtropical coastal lakes. *Fundamental and Applied Limnology*, Vol. 180/3, 249–258.

Fernandes R., Agostinho A. A., Ferreira E. A., Pavanelli C. S., Suzuki H. I., Lima D. P., Gomes L. C. (2009) Effects of the hydrological regime on the

ichthyofauna of riverine environments of the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, **69**(2, Suppl.): 669-680.

Gaston K. J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, Vol. 405.

Gering J. C., Crist T. O., Veech J. A. (2003) Additive Partitioning of Species Diversity across Multiple Spatial Scales: Implications for Regional Conservation of Biodiversity. *Conservation Biology*, Vol. 17, N°2, 488-499.

Giller P. S., Hillebrand H., Berninger U. G., Gessner M. O., Hawkins S., Inchausti P., Inglis C., Leslie H., Malmqvist B., Monaghan M. T., Morin P. J., O'Mullan G. (2004) Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos*, **104**, 423-436.

Golterman H. L., Clymo R. S., Ohnstad M. A. M. (1978) *Methods for physical and chemical analysis of freshwaters*, IBP Handbook N° 8. Blackwell Scientific, Oxford, UK.

Junk W. J., Bayley P. B., Sparks R. E. (1989) The flood pulse concept in rivers systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, **106**:110–127.

Ligeiro R., Melo A. S., Callisto M. (2010) Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. *Freshwater Biology*, **55**, 424-435

Lorenzi H. (2000) *Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas*, Nova Odessa, Plantarum, 608 p.

Mackereth F. Y. H., Heron J. G., Talling J. J. (1978) *Water analysis some revised methods for limnologist*, Freshwater Biological Association, Ambleside, UK.

Oksanen J., Blanchet F. G., Kindt R., Legendre P., Minchin P. R., O'Hara R. B., *et al.* (2013) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-8. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Padial A. A., Carvalho P., Thomaz S. M., Boschilia S. M., Rodrigues R. B., Kobayashi J. T. (2009) The role of an extreme flood disturbance on macrophyte assemblage in a Neotropical floodplain. *Aquatic Sciences*, **71**, 389-398.

Padial A. A., Siqueira T., Heino J., Vieira L. C. G., Bonecker C. C., Lansac-Tôha F. A., Rodrigues L. C. *et al.* (2012a) Relationships between multiple biological groups and classification schemes in a Neotropical floodplain. *Ecological Indicators*, **13**, 55-65.

Padial A. A., Declerck S. A. J., De Meester L., Bonecker C. C., Lansac-Tôha F. A., Rodrigues, L. C. *et al.* (2012b) Evidence against the use of surrogates for

biomonitoring of Neotropical floodplains. Blackwell Publishing Ltd. *Freshwater Biology*, doi: 10.1111/fwb.12008.

Padial A. A., Ceschin F., Declerck S., De Meester L., Bonecker C., Lansac-Tôha, F. *et al.* (2014) Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. *PLoS ONE*, **9**(10): e111227. doi:10.1371/journal.pone.0111227.

Padisák J. (1992) Seasonal succession of phytoplankton in a large shallow lake (Balaton, Hungary): a dynamic approach to ecological memory, its possible role and mechanisms. *Journal of Ecology*, **80**, 217–230.

Peterson G. D. (2002) Contagious Disturbance, Ecological Memory, and the Emergence of Landscape Pattern. *Ecosystems*, **5**, 329-338.

Pott V. J., Pott A. (2000) *Plantas aquáticas do Pantanal*. Embrapa, Brasília. 157 p.

R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>

Ricklefs R. E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecological Letters*, **7** (1), 1–15.

Roberto M. C., Santana N. F., Thomaz S. M. (2009) Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, **69**, 717–725.

Simões N. R., Déo-Dias J., Leal C. M., Braghin L. S. M., Lansac-Tôha F. A., Bonecker C. C. (2013) Floods control the influence of environmental gradients on the diversity of zooplankton communities in a neotropical floodplain. *Aquatic Sciences*, **75**, 607-617.

StatSoft Inc. (2005) STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com.

Stendera S. E. S., Johnson R. K. (2005) Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology*, **50**, 1360-1375.

Tockner K., Stanford J. A. (2002) Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation*, **29** (3), 308-330.

Whittaker R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 279–338.

Thomaz S. M., Bini L. M., Bozelli R. L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**, 1–13.

Thomaz S. M., Carvalho P., Padial A. A., Kobayashi J. T. (2009) Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, **69**, 617-625.

Zagatto E. A. G., Jacintho A. O., Reis B. F., Krug F. J., Bergamin H., Pessenda, L. C. R. *et al.* (1982) *Manual de análises de plantas empregando sistemas de 1982*, CENA/USP, Piracicaba, São Paulo, Brasil.

Tilman D. (2000) Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405, 208-211.

Velasquez J. (1994) *Plantas acuáticas vasculares de Venezuela*. Caracas, Universidad Central de Venezuela, 992 p.

Veech J. A., Summerville K. S., Crist T. O., Gering J. C. (2002) The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*, **99**, 3-9.

Ward J. V., Tockner K., Schiemer F. (1999) Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research and Management*, **15**, 125-139.

8 APÊNDICE

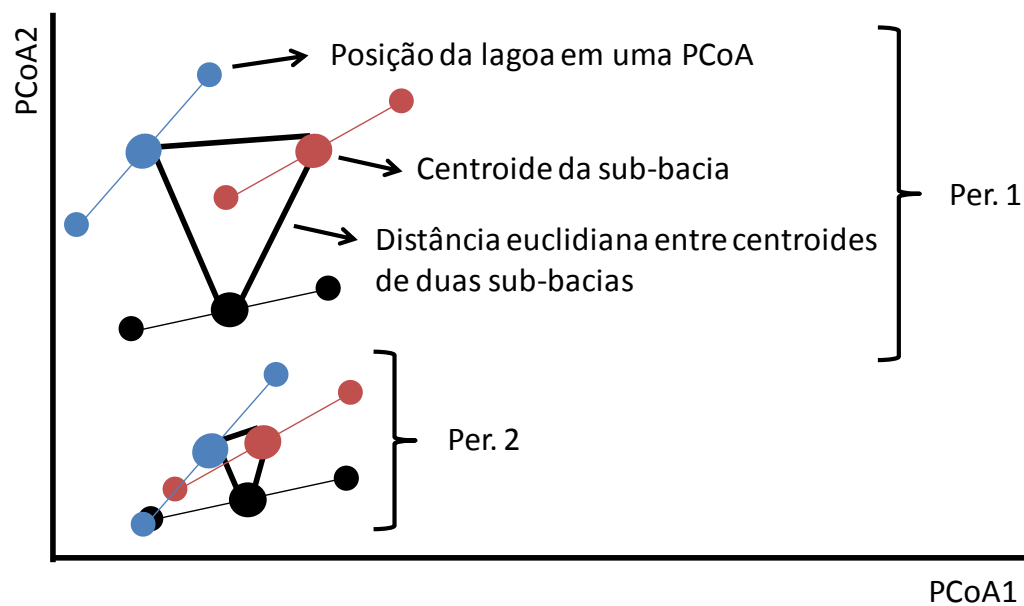


Figura 1. Esquema da estimativa da heterogeneidade ambiental das sub-bacias em cada período de amostragem. A heterogeneidade ambiental das sub-bacias é maior quanto maior a distância média entre os centroides das sub-bacias em uma Análise de Coordenadas Principais. Nesse esquema, o período de amostragem 1 (Per. 1) apresenta maior heterogeneidade entre sub-bacias do que o período de amostragem 2 (Per. 2), e ambos os períodos apresentam a mesma heterogeneidade ambiental dentro das sub-bacias.